

树枝状树木的电缆和隔室模型

IDAN SEGEV

5.1 引言

在前一章中，我们使用单室模型来研究激活电压激活通道的机制，这些通道产生神经元放电。接下来，我们需要了解神经元的输入如何影响包含这些通道的体细胞和其他区域的潜力。以下章节讨论神经元对突触输入产生突触后电位（PSP）的反应。在本章中，我们专注于通过树突树对 PSP 的传播进行建模。

树枝状结构是非常精致和独特的结构。它们是大脑表面积和体积中最大的组分，它们的特定形态用于将神经元分类为金字塔形，浦肯野，无长突，星状等（图 5.1）。但最有意义的是，大多数突触信息被传递到树突树上，并且在那里处理这些信息。实际上，树突是大脑的基本计算设备。典型的树突树接收分布在树突表面上的大约一万个突触输入。当激活时，这些输入中的每一个对突触后膜处的特定离子产生局部电导变化，随后在突触后膜的两侧之间流动相应的离子电流。结果，产生膜电位的局部变化，然后沿树枝状分支扩散。这种扩散如何取决于其形态（分支模式）树和膜和细胞质的电性质？这个问题是一个基本问题；它的答案将提供对分布在树突树上的各种突触输入如何在时间和空间上相互作用以确定神经元的输入-输出特性以及因此它们对神经元网络的计算能力的影响的理解。他们构成了树枝状晶体的电缆理论由 W.Rall 于 1959 年开发，正是为此目的。

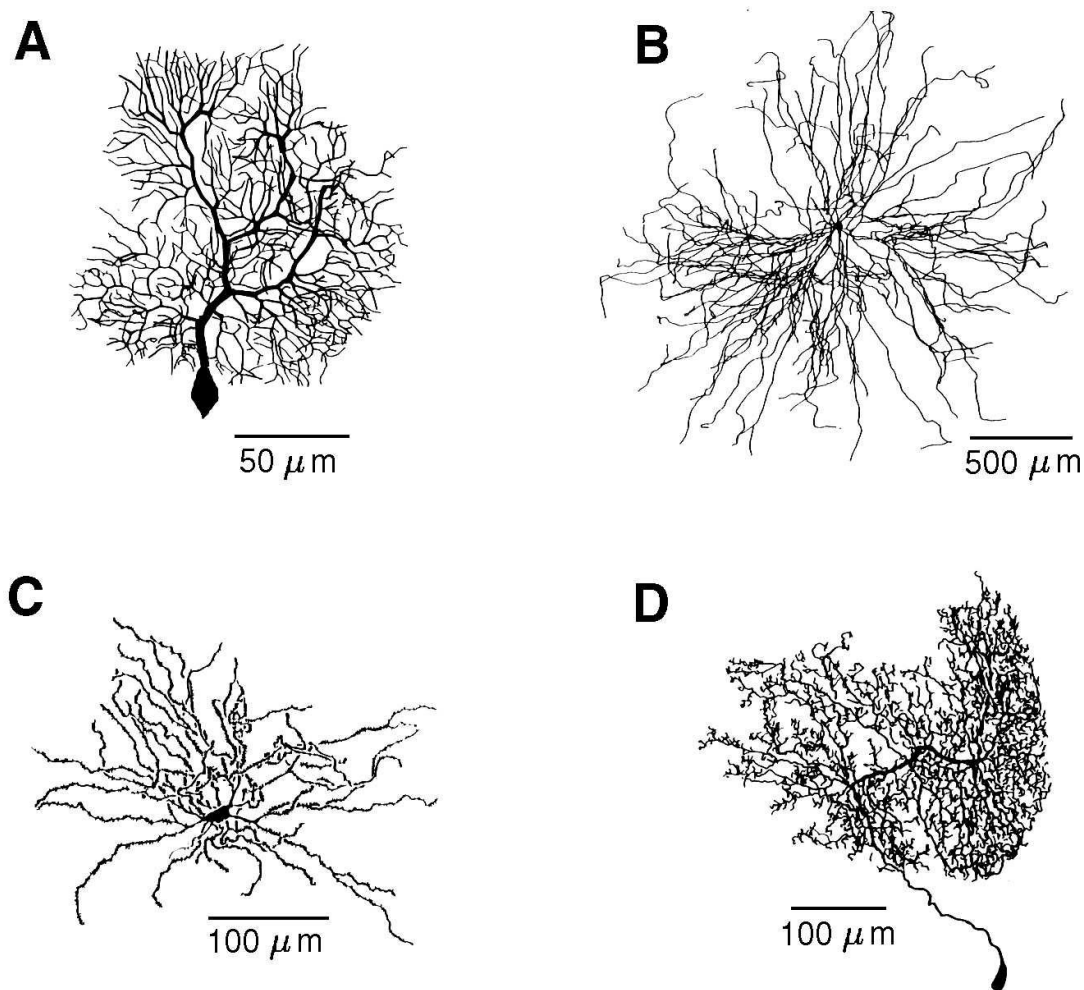


图 5.1 树突具有独特的形状，用于将神经元表征为类型。（A）豚鼠的小脑浦肯野细胞（由 Moshe Rapp 重建），（B）来自猫脊髓的 α -运动神经元（由 Robert Burke 重建），（C）来自大鼠的 Neostriatal 多刺神经元（Wilson 1992），（D）蝗虫的无轴中间神经元（由 Giles Laurent 重建）。在许多神经元类型中，来自给定源的突触输入优先映射到树突树的特定区域。例如，在浦肯野细胞中，一个兴奋性输入来自大量突触（超过 100,000）特异性接触细小三级分支上的刺，而另一个兴奋性输入来自接触厚（光滑）树突的攀爬纤维。来自篮细胞的抑制作用接近于浦肯野细胞体细胞，而星状细胞的抑制主要接触树的远端部分。注意不同神经元类型的尺度差异。

即导出描述在不同位置和时间接收突触输入的形态学和生理学上真实的树突树中的电流（和所得电压的扩展）的数学模型。在过去的三十年中，树突的电缆理论，以及隔室建模方法（Rall 1964），在树突参数的估计，设计和解释实验以及提供对树突的计算功能的见解中发挥了重要作用。

本章试图简要总结电缆理论和隔室模型，并强调将电缆和隔室模型应用于各种神经元类型所获得的主要结果和见解。关于 Rall 研究的完整描述，包括他的主要论文，可以在 Segev, Rinzel 和 Shepherd（1995）中找到。

我们首先要熟悉树突，这是本章的主题。然后，我们介绍导致电缆理论发展的概念和假设，然后介绍电缆方程。接下来，我们讨论该方程对几个重要理论情

况以及完全重建的树突树的影响。然后给出使用隔室技术的电缆方程的数值解。

我们总结了本章的主要见解,这些见解是通过实现各种神经元的电缆和隔室模型获得的。在整个过程中,在本章的最后,我们建议使用 GENESIS 进行几项练习,以帮助读者理解控制树状树中信号处理的原理。

5.2 背景

树突树:解剖学,生理学和突触学

根据现象神经解剖学家 Ram'on 的光学显微镜研究,树突成为许多解剖学研究的焦点,今天借助于电子显微镜研究和计算机驱动的重建技术,我们对树突的精细结构有相当深入的了解。这些研究使我们能够获得关于突触输入的确切位点和类型(兴奋性或抑制性)以及树突的维度的基本信息,包括突触加工中涉及的精细结构,树突棘(White 1989, Shepherd 1990)。在这里,我们尝试以简洁的方式介绍关于树突及其突触输入的一些事实。人们应该记住,因为树突有许多形状和大小,这样的总结不可避免地只给出了粗略的价值范围;可以找到更多信息在 Segev (1995)。

分枝

树突倾向于反复分叉并产生(通常是几个)大而复杂的树木。例如,小脑浦肯野细胞通常仅具有一个非常复杂的树,具有大约 400 个末端尖端(图 5.1A),而来自猫脊髓的 α -运动神经元通常具有 8-12 棵树;每个都有大约 30 个端子尖端(图 5.1B)。每种类型的神经元的树突具有独特的分支模式,可以很容易地识别,从而有助于对神经元进行分类。

直径

树突是神经膜的细管。在体细胞附近,它们的直径为几微米;当它们连续分支时,它们的直径通常低于 $1\mu\text{m}$ 。许多类型的树突(例如,小脑浦肯野细胞,皮质和海马金字塔)都镶嵌有丰富的微小附属物,即树枝状刺,其产生非常薄($\sim 0.1\mu\text{m}$)且短($\sim 1\mu\text{m}$)的树枝状分枝。当存在时,树突棘是兴奋性突触输入的主要突触后靶标,并且它们似乎是神经系统中塑性过程的重要基因座(Rall 1974, Segev 等, 1995, Segev 和 Rall, 1988, Koch 和 Zador, 1993)。

长度

树枝状树的范围可以从非常短($100\text{-}200\mu\text{m}$, 如在哺乳动物皮层中的多刺星状细胞中)到相当长($1\text{-}2\text{mm}$, 对于脊柱 α -运动神经元)。树枝状总长度可达 $104\mu\text{m}$ (1cm)。

面积和体积

如引言中所述,大部分脑容量和面积都被树突占据。单个树枝状树的表面积在 $2,000\text{-}750,000\mu\text{m}^2$ 的范围内;其体积可达 $30,000\mu\text{m}^3$ 。

树突的生理学

细胞内的细胞质核心和树突的细胞外液都由可以传导电流的离子介质组成。树枝状晶体膜也可以通过特定的跨膜离子通道传导电流,但是流过膜的电流阻抗远大于沿芯的电阻。除膜通道(膜电阻)外,树枝状膜还可以存储离子电荷,因此表现得像电容器。膜的这些 R-C 特性意味着充电和放电跨膜电压的时间常数。

$\tau_m = RC$ 的典型值范围是 1-100 毫秒。此外,膜和细胞质电阻率意味着在树突树中

的任何给定点处的输入电阻 (R_{in})。 R_{in} 的范围可以从 1 兆瓦 (在厚的和渗漏的

枝晶上)并且可以达到 1000 兆瓦(在薄的过程中,例如树枝状刺)。在树突中预期的大的 R_m 值意味着小的兴奋性突触传导变化(1nS)将在局部产生显着的(几十 mV)电压变化。下面考虑树突的生物物理学,其膜和细胞质的特定性质以及它们的电(而不是解剖学)长度的更多细节。

在经典电缆理论中,假设膜的电性质和细胞质性质是被动的(电压无关的),因此人们可以正确地说出膜时间常数和固定输入电阻(在树枝状的给定位置)树)。然而,最近来自树突的记录(例如,Stuart 和 Sakmann 1994)清楚地证明了许多神经元的树突膜具有电压门控离子通道。这使情况复杂化(并且使其更有趣),因为现在,膜电阻率(以及因此 τ_m 和 R_m)是电压依赖性的。对于足够大的电压扰动,这种非线性可能对树枝状加工产生重要影响(Rall 和 Segev 1987)。下面将进一步讨论这个重要问题。

突触类型和分布

突触不是随机分布在树突表面上。一般而言,抑制性突触比兴奋性突触更接近,尽管它们也存在于远端树突区域,并且当存在时,与兴奋性输入一起存在于一些脊柱上。在许多系统(例如,锥体海马细胞和小脑浦肯野细胞)中,给定的输入源优先映射到树突树的给定区域(Shepherd 1990),而是随机分布在树突表面上。与给定神经元中的各种类型的输入相关的突触传导变化的时间过程可以变化 1-2 个数量级。快速兴奋性(AMPA 或非 NMDA)和抑制性(GABAA)输入在 1 毫秒的时间尺度上操作并且具有约 1nS 的峰值电导;这种电导大约是慢兴奋性(NMDA)和抑制性(GABAB)输入的 10 倍,它们都在 10-100 毫秒的较慢时间尺度上起作用。

树突及其棘刺是大量突触输入的目标,在许多情况下,这些突触输入是非随机分布在树突表面上的。树枝状膜配备有各种突触激活和电压门控离子通道。这些通道的动力学和电压依赖性,以及特定的树枝状形态和输入分布,使得树枝状树表现为具有潜在丰富的计算(输入 - 输出)能力的复杂动态装置。树突的电缆理论提供了数学框架,使人们能够将神经元的形态和电学结构与其功能联系起来。

5.3 一维电缆方程

5.3.1 基本概念和假设

如前所述,树突是用膜包裹的细管,与细胞内核或细胞外液提供的电阻相比,膜是相对良好的电绝缘体。由于膜与轴电阻率的这种差异,对于短枝长的枝晶,芯导体内部的电流倾向于平行于圆柱轴(沿 x 轴)流动。这就是为什么经典的电缆理论只考虑沿着电缆的一个空间维度(x),而忽略了 y 和 z 维度。换句话说,一维电缆理论的一个关键假设是跨膜的电压 V 仅是沿着芯导体的时间 t 和距离 x 的函数。

经典电缆理论中的其他基本假设是:(1)膜是无源的(与电压无关)且均匀。

(2)芯导体具有恒定的横截面,并且细胞内液可以表示为欧姆电阻。(3)细胞外电阻率可忽略不计(暗示细胞外等电位)。(4)输入是电流(与突触膜电导的变化形成线性相加,其影响不是线性相加的,正如我们将在第 6 章中看到的那样)。为方便起见,我们将进一步假设膜电位是相对于静态电位为零来测量的,正如我们在前一章中所假设的那样。

这些假设允许我们写下 $V(x,t)$ 的一维无源电缆方程, 膜圈在任何点 x 和时间 t 的电压。正如 Rall (1959) 所示, 对于任意复杂的被动树突树, 这个方程可以通过分析求解。如前所述, 真正的树突树接收电导输入 (不是电流输入) 并且可能具有非线性膜通道 (违反被动假设)。然而, 正如我们稍后讨论的那样, 被动案例作为必要的参考案例非常重要, 它提供了关于树突中信号处理的基本见解。

5.3.2 电缆方程

在圆柱形膜片段 (芯导体) 的任何一点, 电流可以纵向 (沿 x 轴) 或通过膜流动。纵向电流 I_i (安培) 遇到细胞质抗性, 产生电压降。我们采取这 5.3。当在 x 的增加值的方向上流动时, 电流为正, 并且将细胞质电阻率定义为沿 x 轴 r_i 的每单位长度的电阻, 以 Ω/cm 为单位表示。然后, 欧姆定律允许我们写

$$\frac{1}{r_i} \frac{\partial V}{\partial x} = -I_i$$

膜电流可以通过被动 (静止) 膜通道穿过膜, 表示为单位长度的电阻 r_m (单位为 $\Omega \cdot cm$), 或单位长度 cm 的电容 (放电) 单位长度 cm (单位为 F/cm)。如果没有从电极施加额外的电流, 那么纵向电流的每单位长度 ($\partial I_i / \partial x$) 的变化必须是每单位长度的膜电流 i_m 的密度 (向外取正),

$$\frac{\partial I_i}{\partial x} = -i_m = -\left(\frac{V}{r_m} + c_m \frac{\partial V}{\partial t}\right)$$

结合等式 5.1 和等式 5.2, 我们得到了电缆方程, 二阶偏微分方程 (PDE) $V(x,t)$

$$\frac{1}{r_i} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{V}{r_m} + c_m \frac{\partial V}{\partial t}$$

对于方程的推导 5.3, 考虑具有一些固定直径的单位长度电缆的细胞质电阻率 r_i , 膜电阻率 r_m 和膜电容 c_m 是有用的。如果我们想根据电缆直径描述电缆特性, 或者我们希望根据长度为 1 (第 5.5 节) 的短截面制作树枝状的隔室模型, 我们将需要表达实际的电阻和电容。电缆尺寸参考膜面积为 $1 cm^2$ 的膜片电容或电阻通常很有用, 因此我们的计算可以与神经室的大小无关。这些量称为膜的比电容和比电阻。在本书和 GENESIS 教程中, 我们用 C_M 表示特定电容, 用 R_M 表示比电阻, 用符号 C_M 和 R_M 表示膜电容的实际值和树脂电缆的一部分电阻, 用法拉和欧姆。在阅读有线电视理论的其他描述时, 这可能是一个混乱点, 因为对于特定

量使用相同的符号（ C_M 和 R_M ）也是常见的。

发现生物膜的电容具有接近 $1\mu\text{F}/\text{cm}^2$ 的特定值 C_M 。因此，具有直径 d 和长度 l 的圆柱形膜片的实际电容 C_M 是 $\pi d l / C_M$ 。就每单位长度的电容而言， $C_M = l c_m$ 。如果被动通道均匀分布在一小片膜上，则电导率将与膜面积成比例。这意味着膜电阻与面积成反比，可以写成 R_M 或者作为 $R_M = r_m / l$ 。然后以 $\Omega \cdot \text{cm}^2$ 为单位表示 R_M 。在本章的后面，我们进行了一些模拟，其中许多圆柱形隔室通过它们的轴向阻力 R_a 连接。由于该阻力与隔室的长度成比例并且与其横截面积成反比，因此我们可以定义特定的轴向阻力 R_A ，其与隔室的尺寸无关并且具有 $\Omega \cdot \text{cm}^2$ 的单位。因此，长度为 l 且直径为 d 的圆柱形段的轴向电阻 R_a 为 $(4lR_A) / \pi d^2$ 或 $l r_i$ 。我们可以用方程式总结这些关系

$$C_m = c_m l = \pi d l C_M$$

$$R_m = r_m / l = \frac{R_M}{\pi d l}$$

$$R_a = r_i l = \frac{4lR_A}{\pi d^2}$$

定义空间常量很有用

$$\lambda = \sqrt{r_m / r_i}$$

（厘米）和膜时间常数，

$$\tau_m = r_m c_m = R_M C_M$$

然后，电缆方程（方程 5.3）变为

$$\lambda^2 \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - \tau_m \frac{\partial V}{\partial t} - V = 0$$

或无量纲单位，

$$\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - \frac{\partial V}{\partial T} - V = 0$$

其中 $X = x / \lambda$ 和 $T = t / \tau_m$ 。电缆方程的完整推导可以在 Rall (1989) 和 Jack, Noble 和 Tsien (1975) 中找到。

5.4 几种情况下电缆方程的解决方案

5.4.1 带距离的稳态电压衰减

方程式的解决方案除了膜和细胞质的电特性外, 5.10 还取决于初始条件和电流流向的段末端的边界条件。考虑一个稳定状态的简单情况; 电缆方程 (5.10) 简化为常微分方程

$$\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - V = 0$$

其一般解决方案可表示为

$$V(X) = Ae^X + Be^{-X}$$

其中 A 和 B 取决于边界条件。在无限延伸的圆柱段的情况下, 其中当 $X = \infty$, $V = 0$, $X = 0, V = V_0$, 方程式的解决方案。 5.11 是

$$V(X) = V_0 e^{-X} = V_0 e^{-x/\lambda}$$

因此, 在这种情况下, 稳定电压随距离呈指数衰减。实际上, 在非常长的均匀圆柱段中, 稳定电压衰减每单位 1 的 e 倍。这仅适用于无限长的圆柱体。现在, 让我们考虑有限长度的树枝状电缆。如果它的长度为 1, 我们可以将无量纲电子长度定义为 $L = 1/\lambda$ 。当圆柱形段具有密封端 (“开路终端”) 时, 在该端没有纵向电流流动。然后, 方程式的解决方案。在 $X = 0$ 处的 $V = V_0$ 是 5.11

$$V(X) = \frac{V_0 \cosh(L - X)}{\cosh(L)}$$

如图 5.2 所示, 在带有密封端的有限圆柱体中, 稳定电压衰减的陡峭程度小于 $\exp(-x/\lambda)$ 。在另一个极端, 其中点 $X = L$ 被钳位到静止电位 (这里表示, 为简单起见, 为 0), 等式 1 的解决方案。 5.11 是

$$V(X) = \frac{V_0 \sinh(L - X)}{\sinh(L)}$$

在这种情况下, 稳定电压比无限大的衰减更陡峭地衰减 (图 5.2)。在树突树中, 树突片段通常以子树结束; 这种 “泄漏端” 状态介于密封端 (公式 5.14) 和 “夹紧静止” 状态 (公式 5.15) 之间。(见 5.4.5 节)

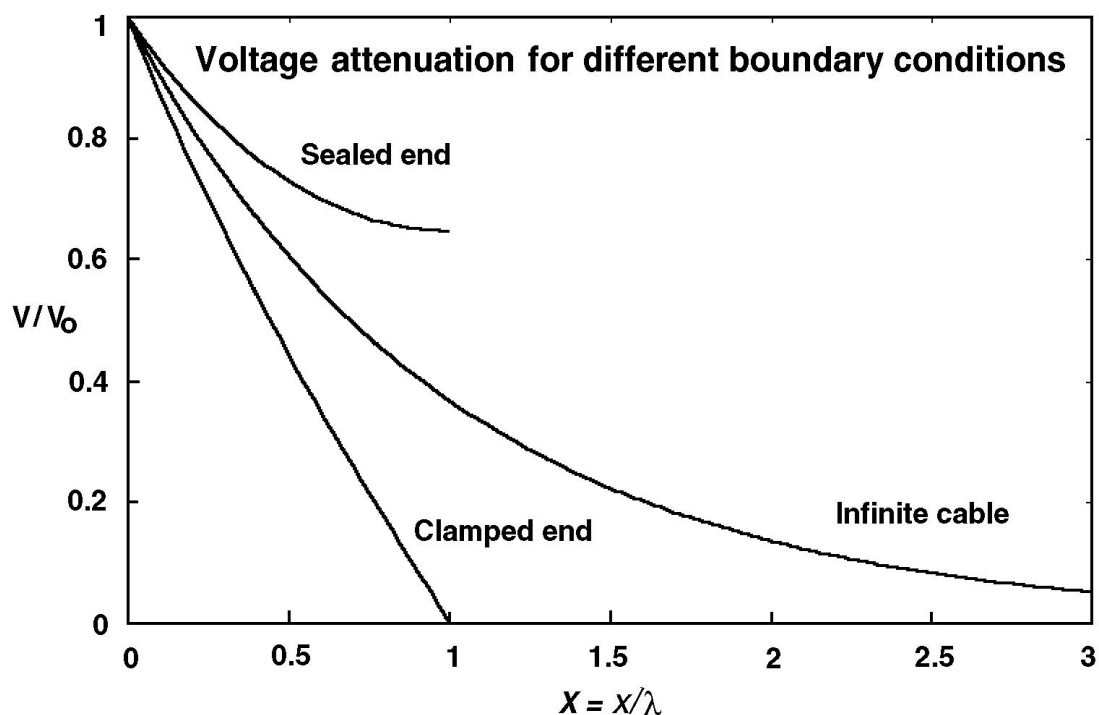


图 5.2 具有不同边界条件的圆柱形电缆中膜电位随距离的衰减。中间曲线显示无限电缆中的衰减（公式 5.13）。另外两个图是针对电子长度为 $L=1$ 的有限长度电缆。上部电缆用于密封的端部电缆（没有电流流过端部，方程 5.14），下部用于电缆，端部夹紧到电缆长度 $L=1$ 。静息电位为 0（公式 5.15）。

5.4.2 电压随时间衰减

考虑电缆方程式（5.10）的另一种极端情况 $\partial V / \partial x = 0$ 。电缆“缩小”到等电位元件，并且将公式 5.10 简化为常微分方程（ODE），

$$\frac{dV}{dT} + V = 0$$

其一般解可表示为

$$V(T) = Ae^{-T}$$

其中 A 取决于初始条件。当将电流步骤脉冲注入该等电位神经元时，所得电压 V 为

$$V(T) = I_{\text{pulse}} R_m (1 - e^{-T}) = I_{\text{pulse}} R_m (1 - e^{-t/\tau_m})$$

其中 R_m 是该等势段的净膜电阻（欧姆）。在 $t = t_0$ 处电流停止时，电压从其最大值指数衰减

$$V_0 = V(t_0),$$

$$V(T) = V_0 e^{-T} = V_0 e^{-t/\tau_m}, t \geq t_0$$

公式 5.18 表明，由于膜的 R-C 特性，电流输入产生的电压滞后于电流输入；公式 5.19 表示输入结束后电压保持一段时间（“存储器”）。第 6 章将更详细地讨论这种情况。

在被动圆柱体的一般情况下，电缆方程（方程 5.10）的解可以表示为无穷多个指

数衰减的总和，

$$V(X, T) = \sum_{i=0}^{\infty} B_i \cos(i\pi X / L) e^{-t/\tau_i}$$

其中傅立叶系数 B_i 仅取决于 L ，指数 i 和初始条件（输入点和树上电压的初始分布）。时间常数 τ_i 与树中的位置无关； $\tau_i < \tau_{i+1}$ 表示任何 i ，对于均匀膜，最慢时间常数 $\tau_0 = \tau_m$ 。较短（“均衡”）时间常数（ τ_i ， $i = 1, 2, \dots$ ）仅取决于圆柱体的电子长度 L （以 1 为单位）。具体地说，在具有密封端的长度为 L 的圆柱体中，它们由下式给出

$$\tau_0 / \tau_i = 1 + (i\pi / L)^2$$

因此，Rall 表明 L 可以直接从 τ_i 的值估计，特别是从两个最慢的时间常数 t_0 和 t_1 ，可以从实验电压瞬变“剥离”（Rall 1969）。Rall（1977, 1989）和 Jack 等人在评论中给出了更多细节。（1975 年）。您可以通过本章末尾的练习 5 来观察这种效果。Rall 还表明，当记录点远离输入位置时，突触电位的时间过程会发生变化。输入部位附近的电压响应的过程相对较快，并且在远离输入部位的点处变得显著延长（和衰减）。这种效应是 Rall 方法（Rall 1967）使用突触电位的形状参数（其“上升时间”及其半幅宽度，“半宽”）来估计突触的电子距离（Rall 1967）的来源。输入来自胞体（录音站点）。如图 5.3B 和练习 7 中所示，峰值越延迟，并且“涂抹”越多，输入越远（Rall 1967）。

5.4.3 λ 和 τ_m 的功能意义

空间常数 λ 和膜时间常数 τ_m 是两个非常重要的参数，它们在确定树突树中突触输入的时空整合中起关键作用。公式 5.19 显示 τ_m 提供了时间窗口的度量输入集成。与具有较小 τ_m 值（例如，5 毫秒）的单元相比，具有大 τ_m （例如，50 毫秒）的单元在更大的时间窗口上对输入进行积分。 τ_m 的值取决于膜 R_M 和 C_M 的电学性质，但它不依赖于细胞形态。具有高密度开放膜通道的神经元（即，具有小的 R_M 值）将对输入快速响应并将快速“忘记”该输入。相反，具有相对较少的开放膜通道的神经元（大 R_M 将能够在相对长的时间段内对输入进行汇总（缓慢的电压衰减）。与 τ_m 相反，空间常数 λ 不仅取决于膜的性质，还取决于特定的轴向电阻和直径。在具有大 λ （例如，具有大 R_M 和/或大直径，或小 R_A ）的神经元中，与具有较小 λ 值的神经元相比，电压随距离衰减较小。因此，在前一种情况下，在解

剖学上彼此远离的输入将比在后一种情况下更好地（空间地）相互汇总。因此，对给定神经元的 λ 和 τ_m 的知识提供了关于其树突树在时间和空间上整合输入的能力的重要信息。

5.4.4 输入电阻 R_{in} 和“树相当于一个圆柱”

第三个重要参数是 R_{in} ，即树枝状树中给定点的输入电阻。当在结构中的给定位位置施加稳定电流 I_0 时，在该点产生稳定电压 V_0 。比率 V_0/I_0 是该点的输入电阻。该参数具有重要的功能意义，因为它提供了特定区域对其输入的“响应性”的度量。与 R_M 不同，它也可以直接测量。根据欧姆定律，我们知道具有大 R_{in} 的树枝状区域仅需要小的输入电流（小的兴奋性电导变化），以在输入位置局部产生显著的电压变化。相反，具有小 R_{in} 的区域需要更强大的输入（或多个输入）以在本地产生显著的电压变化。在无限圆柱体的情况下，当在某点 $x=0$ 处注入稳定电流输入时，输入电流必须分成两个相等的核心电流；一半在 $x=0$ 向右流动，另一半向左流动。因此，根据等式，

$$I_i = -\frac{1}{r_i} \frac{\partial V}{\partial x} = \frac{I_0}{2}$$

来自等式 5.13，推导 $\partial V/\partial x = -V_0/\lambda$ ，我们得

$$R_{in} = V_0/I_0 = r_i \lambda / 2 = \sqrt{r_m r_i} / 2$$

$$R_{in} = (1/\pi) d^{-3/2} \sqrt{R_M R_A}$$

对于半无限圆柱体，输入电阻（通常由 R_{∞} 表示）将是该量的两倍。因此，在无限长的圆柱体中，输入电阻与特定膜的平方根和轴浆电阻率成正比，并且与芯直径成反比，升高到 3/2 功率。因此，与具有相同 R_M 和 R_A 值的较厚气缸相比，薄

气缸具有更大的 d_p 。输入电阻对 d_p^3 的依赖性？（1959）利用 2 来开发“相当于圆柱的树木”的概念。他认为，当直径为 d_p 的圆柱体分叉成直径为 d_1 和 d_2 的两个子分支（并且两个子分支在相同的 L 值处具有相同的边界条件）时，分支点表现为连续的电缆，用于流动的电流女儿的父母，如果

$$d_p^{3/2} = d_1^{3/2} + d_2^{3/2}$$

只要膜和细胞质的特定性质是均匀的，等式 5.25 意味着两个子分支（在分支点处）的输入电导之和等于此时母分支的输入电导（分支点处的阻抗匹配）。因此，服从等式的分支点。5.25 在电学上等同于均匀的圆柱体（从母体看到女儿）。将这个概念扩展到树木并且表明（从躯体观点到树枝状结构）有一个树的子类，它们

在电学上等同于单个圆柱体，其直径是茎（靠近体细胞）树突的直径。（参见（1959,1989）和等人（1975）。）令人惊讶地发现，许多神经元类型的树突（例如图 5.1B 中的 a-运动神经元）遵循第一近似值， $d^{\frac{3}{2}}$ 规则（方程 5.25）。（参见，例如，Bloomfield, Hamos and Sherman (1987)。）然而，几种主要类型的神经元（例如，皮质和海马锥体细胞）的树突不遵守该规则。仍然，树突树的“等效圆柱”模型允许简单的分析解决方案(Rall and Rinzel 1973, Rinzel and Rall 1974)，实际上，它提供了关于被动树枝状树中电信号传播的主要见解，如总结在第二节 5.7。可以证明，在 $X = L$ 处具有密封端的有限圆柱体的输入阻力大于 $\coth(L)$ 比具有相同膜和轴向阻力的半无限圆柱体具有相同的直径。当 $X = L$ 处的末端被夹紧静止时，输入电阻小于半无限圆柱的输入电阻 $\coth(L)$ （参见 Rall (1989)的完整推导）这导致了有用的结果，如果神经元及其相关的树突树可以通过表面积 A 和电子长度 L 的等效密封端圆柱来近似，那么

$$R_M = R_{in} A \tanh(L) / L$$

如果已知 A 和 L ，这提供了从测量的输入电阻估计特定膜电阻 R_M 的方法，或者如果已知 R_M 和 L 则估计树枝状表面积（Rall 1977,1989）。

5.4.5 电缆方程的主要结果总结

鉴于三个典型案例的解决方案，无限圆柱体（方程 5.13），带密封端的有限圆柱体（方程 5.14）和端部夹紧的有限圆柱体静息潜力（方程 5.15），重点强调几点：稳定电压的衰减仅由空间常数 λ 确定，仅在无限圆柱的情况下。在这种情况下，稳定电压衰减每单位长度 λ 的 e 倍。然而，在有限圆柱体中， λ 不是这种衰减的唯一决定因素；气缸 L 的电气长度和电流流过的端部的边界条件（和电压衰减）也决定了沿气缸的衰减程度（图 5.2）。“密封端”或“开路”边界条件和“夹紧到静止”端接是两个极端。在树枝状树中，短树突段通过子树终止，该子树在段的末端施加“渗漏”边界条件。子树的大小及其电特性决定了条件在任何给定段的边界处的泄漏程度。通常，当在树枝状部分的末端连接大树时，此端的渗漏边界条件接近“夹紧到静止”状态。当电流沿这样的渗漏端方向流动时，电压沿该段急剧衰减。相反，当子树非常小时，渗漏边界条件接近“密封端”状态，并且预期朝向这样的端部会有非常浅的衰减（图 5.3A）。Rall (1959) 展示了如何分析计算被动树中任意点的各种边界条件，其中任意分支和指定的 R_M ， R_A 和（对于瞬态情况） C_M 值（参见 Jack 等人（1975），Segev 等）。电压衰减对树枝状树木边界条件的依赖性的一个重要结果是，这种衰减在中心（从枝晶到躯体）与外围（远离躯体）方向不对称。通常，由于边界条件在中心方向上更“漏”，因此该方向上的电压衰减比外围电压更陡。图 5.3A 非常清楚地说明了这一重点。树突树可以通过单个（有限）圆柱体（电气地）近似到第一度。因此，对这种圆柱体中电压行为的分析提供了对树枝状树木中电压行为的重要见解。通过从躯体电压瞬变剥离最慢（ t_0 ）

和第一均衡时间常数 (t_1)，可以估计树枝状树的电长度 L ，假设树等于单个圆柱 (方程 5.21)。实际上，利用这种剥离方法对许多神经元类型我们知道，取决于神经元在类型和实验条件下， L 的范围在 0.3-2 (以 λ 为单位)。因此，从体细胞的观点来看，树枝状结构在电学上相当紧凑。

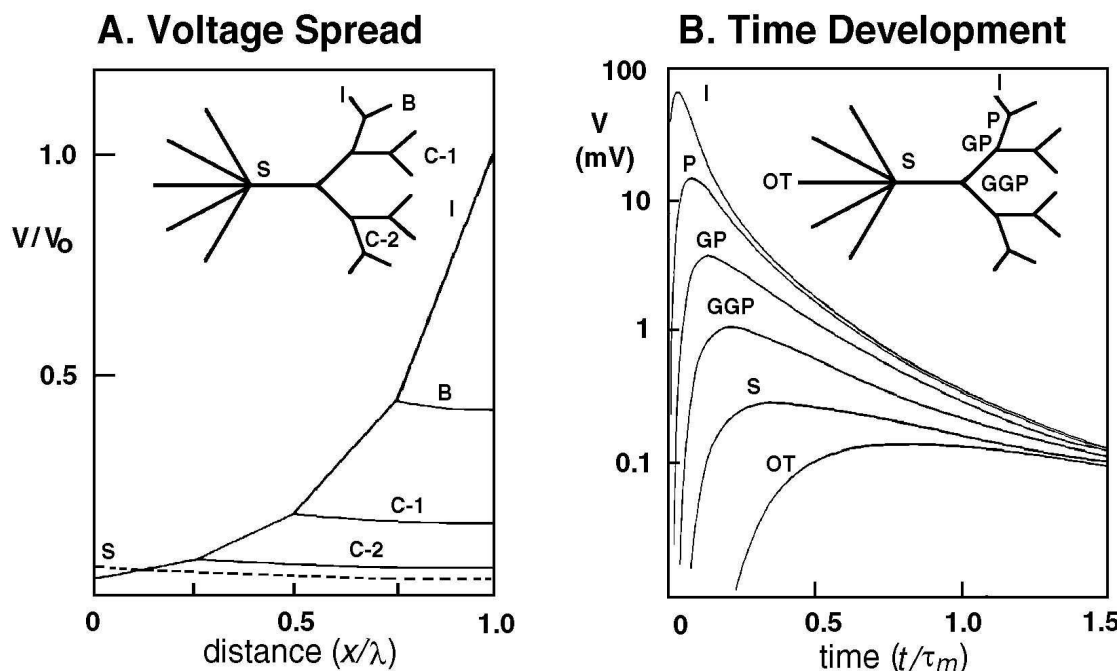


图 5.3 被动树枝状树的电压扩散是不对称的 (A) ;它的时间过程发生变化 (变宽), 峰值在传播远离输入点 (B) 时延迟。 (A) 中的实曲线表示为输入到端子支路 I 的电流计算的稳态电压。输入支路中预计会出现大的衰减, 而在其相同的同级支路 B 中存在小得多的衰减。虚线对应于相同的电流。适用于躯体。注意在实曲线和虚线曲线之间的小体差, 表明将此输入放置在远端分支而不是在体细胞处的可忽略的“成本”。 (从 Rall 和 Rinzel (1973) 重新绘制的数据。) 在 (B) 中, 将短暂的瞬态电流施加到端子分支 I, 并且在在对数标度上示出指示点处的合成电压。注意从输入位置到躯体的峰值电压 (几百倍) 的明显衰减以及当它从输入位置扩散时瞬态的变宽。 (Rinzel 和 Rall (1974) 重新绘制的数据。) 树枝状末端在 (A) 和 (B) 中均具有密封末端。

5.5 隔室建模方法

隔室建模方法通过克服膜是被动的并且输入是电流的假设来补充电缆理论 (Rall 1964)。在数学上, 区室方法是 (非线性) 电缆方程的有限差分 (离散) 近似。它用常微分方程的集合或矩阵代替连续电缆方程, 通常采用数值方法来解决每个时间步骤的系统 (可包括数千个隔室, 因此包括数千个方程)。从概念上讲, 在隔室模型中, 电短路的树突片段被认为是等电位的并且被集中到单个 R-C (无源或有源) 膜隔室中 (图 5.4C)。根据树的拓扑结构, 隔室通过纵向电阻率相互连接。因此, 在隔室之间而不是在隔室内发生物理性质 (例如, 直径, 膜性质等) 和潜在差异的差异。可以证明, 当树枝状树被分成足够小的区段 (隔室) 时, 隔室模型的解决方案会聚到连续电缆模型的解决方案。隔室可以代表具有各种电压门控 (可激发) 和突触 (时变) 通道的膜片。在 Segev, Fleshman 和 Burke (1989) 中可以找到对这种非常流行的建模方法的综述。作为一个例子, 考虑一

个均匀圆柱体的一部分，分成许多相同的隔间，每个隔间长度为1。如果我们引入额外的电流 I_j 来表示从第 j 个隔室通过有源（非线性突触和/或电压门控）通道的离子流，我们可以写出等式 5.3 作为

$$\frac{l^2}{R_a} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = C \frac{\partial V}{\partial t} + \frac{V_j}{R_m} + I_j$$

这里， V_j 表示第 j 隔室中的电压，我们使用了等式 5.4-5.6 给出该隔室的电阻和电容（欧姆和法拉）的实际值，而不是单位长度的值。注意，现在 R_m 表示在膜电位（和膜电阻）由于电流 I_j 而改变之前静止时的膜电阻。另请注意， V_j 出现在 I_j 的表达式中。例如，在突然输入隔室的情况下？这里， $g(t)$ 和 E_{syn} 分别是突触传导和逆转电位。（这将在下一章的第 6.3.1 节中详细讨论）通过使用泰勒系列可以证明，对于小的 l 值，方程式的左侧。5.27 可以用 V_j 的值与相邻隔室中的值 V_{j-1} 和 V_{j+1} 之间的差异来表示。在此近似中，电缆方程变为

$$\frac{V_{j+1} - 2V_j + V_{j-1}}{R_a} = C_m \frac{dV_j}{dt} + \frac{V_j}{R_m} + I_j$$

对于非均匀直径的树枝状电缆（其中 R_m ， R_a 和 C_m 可能在隔室之间变化）的一般情况，我们得到了先前在等式 1 中给出的结果。2.1 并在第二节中讨论。该等式可以容易地扩展到包括分支结构。对于由 N 个区间表示的树，我们得到方程形式的 N 个耦合方程。它们应该同时求解以获得 $V_j, j = 1, 2, \dots, N$ ，对于每个时间步长 Δt 。

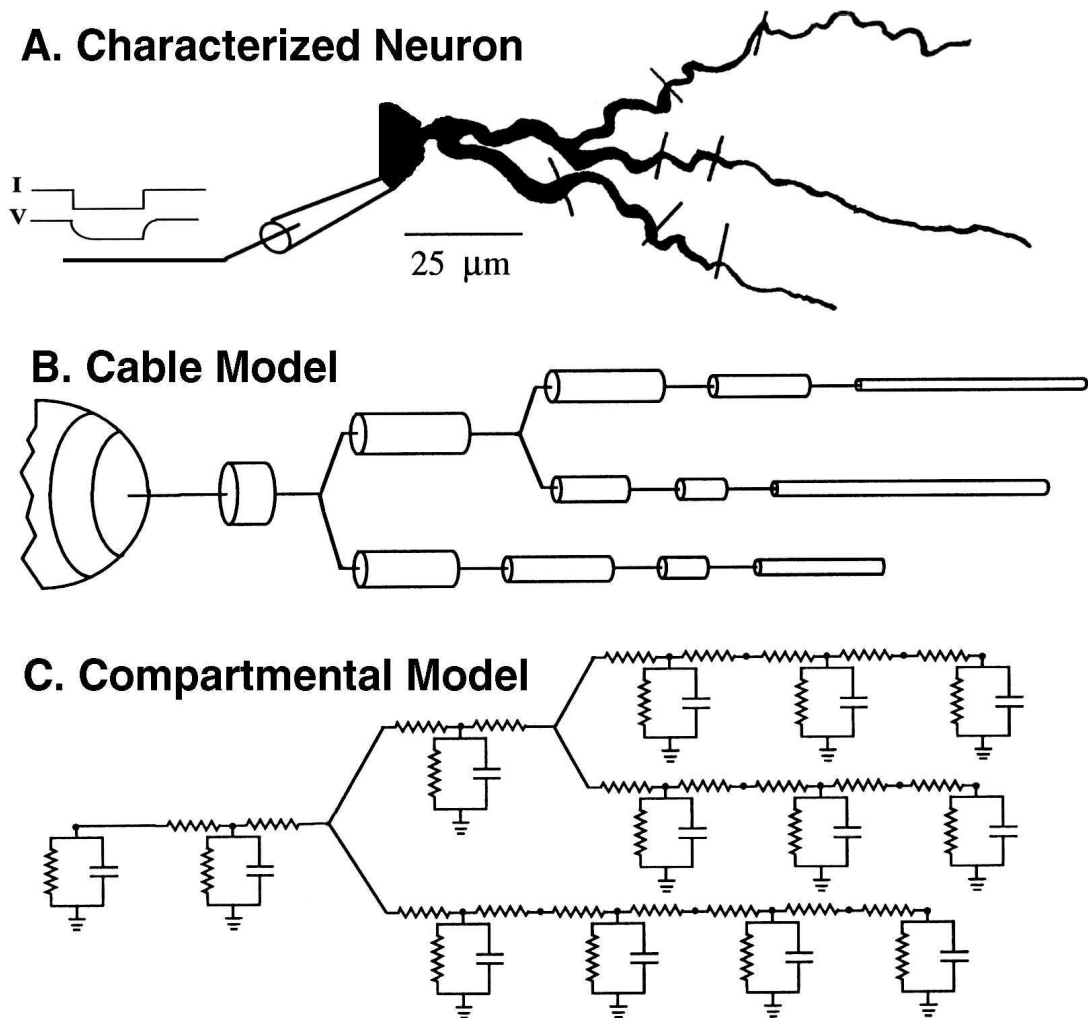


图 5.4 树枝状晶体 (A) 被建模为一组圆柱形薄膜电缆 (B) 或一组离散的等电位 R-C 隔室 (C)。在电缆表示 (B) 中, 可以通过使用连续电缆方程和树施加的适当边界条件在树中的任何点计算电压。对于具有已知尺寸和已知特定膜电阻和电容 (R_m , C_m) 和特定细胞质 (轴向) 电阻 (R_A) 的任意复杂度的无源树中的任何电流输入, 可以获得解析解。在隔室表示中, 树被离散化为一组互连的 R-C 隔室。每个都是足够小的树枝状部分的膜性质的集总表示。隔室通过轴向细胞质阻力连接。在这种方法中, 可以在每个隔室处计算任何 (非线性) 输入的电压以及电压和时间相关的膜特性。

第 20 章给出了 GENESIS 用于求解这组方程的数值技术的讨论。

5.6 隔室建模实验

在介绍了电缆理论和隔室建模的基础知识后, 我们现在准备尝试一些计算机“实验”, 这将有助于我们更好地理解前面的部分。GENESIS 电缆教程实现了树状电缆模型, 该模型已转换为等效圆柱体。因此, 它产生了一维的分隔电缆, 类似于图 5.4C 所示的树枝状树的单个分支。每个圆柱形隔室类似于图 2.3 中所示的隔室, 其中隔室的左侧具有轴向阻力并且静息膜电位 E_m 设定为零。您可以向任何隔室提供电流注入脉冲, 从菜单中设置延迟, 脉冲宽度和幅度。虽然我们在本章中不会使用它, 但您也可以提供一个突触输入, 对应于与图 2.3 所示电池串联的

可变电阻。电缆由“体细胞”隔室和 N 个相同的“电缆”隔室组成。您可以将 N 设置为您喜欢的任何数字，并可以单独修改躯体和相同电缆隔室的长度和直径。您还可以设置特定的轴向和膜电阻以及特定的膜电容。这些值适用于体细胞和电缆隔室。体细胞室标记为室 0，并且是最左侧的室，位于 $X = 0$ 这意味着体细胞室的轴向阻力不进入计算所有隔室通过树枝状电缆的轴向阻力连通。这也意味着最右边的隔间， $X = L$ 处的隔间 N，没有电流流向右边。因此，我们的模型对应于第二节中讨论的密封端边界条件。与往常一样，理解模型的最佳方法是运行模拟。在进一步阅读之前，您应该从屏幕底部的终端窗口开始电缆模拟。这是通过更改到脚本/电缆目录并键入来完成的“创世纪电缆”。稍微延迟后，将出现一个控制面板和两个图表。如果在更改细胞参数和改变电流注入上单击鼠标并更改当前按钮，应该出现另外两个窗口，导致显示类似于图 5.5 中所示的显示。与大多数教程一样，“帮助”按钮将调出一个包含多个选项的菜单，包括“运行和模拟”您可以使用它来获取各种按钮，切换和对话框的使用说明。花几分钟时间了解电缆参数的默认值以及正在使用的单位。记为“电缆计算器”对话框显示“0”表明只有一个体细胞室。对话框中的“细胞参数”右上方的菜单表示它的长度和直径都等于 50 微米（0.005 厘米）。之后，我们将添加树枝状电缆隔室并更改一些参数。

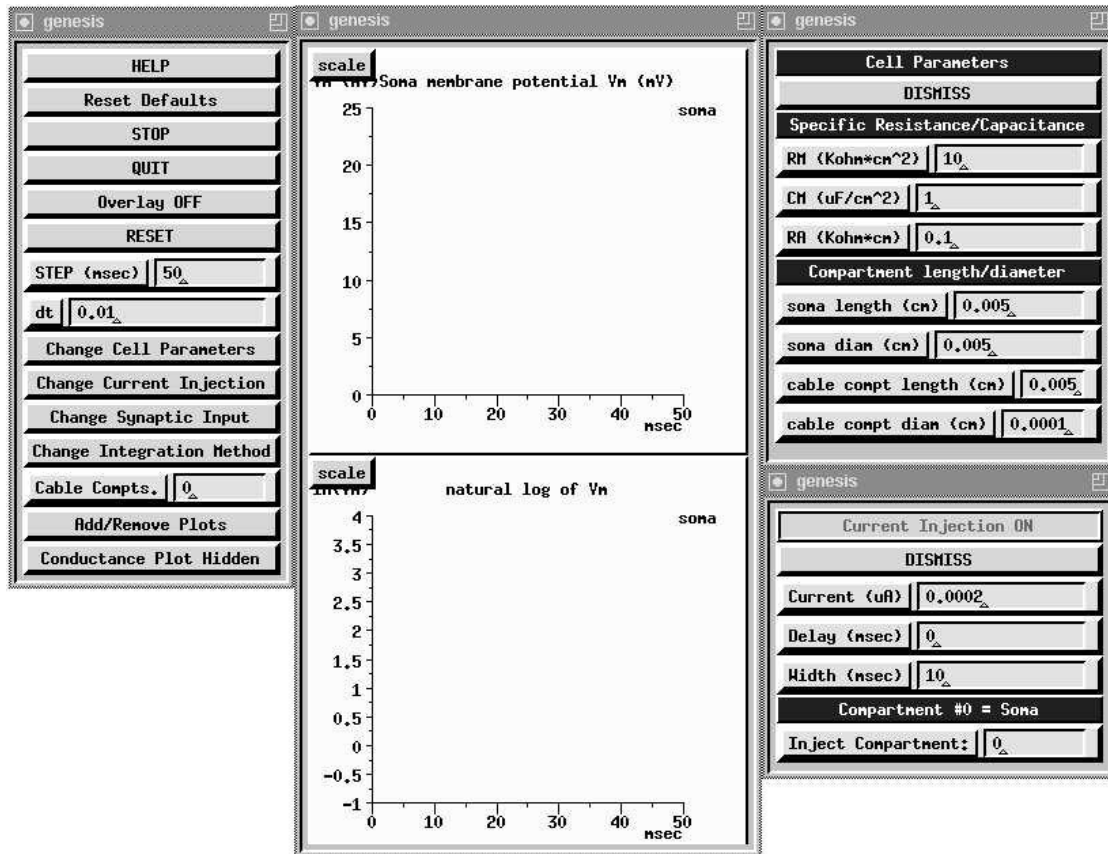


图 5.5 GENESIS 电缆教程中的显示，显示各种参数的默认值。在控制面板上的按钮（左侧）更改细胞参数和改变电流注入的两个按钮，被用来调出右边的两个菜单。

当光标位于菜单中“细胞参数”对话框的数据字段时，尝试点击“返回”。这通常在更改隔室尺寸或特定电阻和电容的一些对话框之后完成，以便重新计算 R_m ， C_m 和 R_a 的值。它还会使这些值显示在终端窗口中。你能否满足自己，他们是等

式所期望的那些人。5.4-5.6 右下方的菜单表示，没有延迟， 0.2 nA 的电流将被注入 10 毫秒的体细胞。你能预测一下和 $V(t)$, $\ln V(t)$ 的情形吗？会是什么样子？

$V(t)$ 最大值是什么？您期望在对数脉冲结束后对数图的斜率是多少？完成这些估算之后，请继续并单击“步骤”执行模拟 50 毫秒。现在，测量您预测的数量。如果这些值与理论不符合，请花点时间纠正错误，或了解出了什么问题。（提示：使用“规模”按钮调出图形比例菜单，或者沿着图形轴单击并拖动鼠标以放大到某个区域，以便进行更精确的测量。使用毫米的小标尺可能会有所帮助缩放以帮助插值。如果您的计算机能够捕获和打印部分屏幕图像，这将使这些测量更加容易）在这次“热身”练习之后，我们准备进行更有趣的实验。现在，通过更改“电缆计算”，将树枝状电缆添加到体细胞，对话框内容为“10”。保留体细胞室的原始尺寸，并使用电缆室尺寸的默认值（直径 1 微米，长度 50 微米）。您应该能够验证每个电缆室的长度为 0.1λ ，并且整个电缆的电子长度由 $L=1$ 给出。虽然我们没有处理稳定的电压，也没有使用无限电缆，但等式 5.13 表明，对于这个尺寸的隔间，从一个隔间到另一个隔间的电压变化相对较小，证明我们使用隔间模型是合理的。显然，我们需要多么小的隔间是一个重要的问题。您可以在本章末尾的练习 3 中更仔细地研究这个问题。在继续之前，您应该了解可能影响模拟精度的另一个因素。在前面的章节中，我们提到了为积分时间步长选择合适大小的重要性（在“dt”对话框中给出）。对于包含许多短隔室的电缆型号尤其如此（第 20 章，第 20.3.4 节）。虽然默认时间步长应足以满足此处建议的练习，但如果对电缆参数进行重大更改，则应尝试使用较小的值。为了将结果与仅使用隔离的体细胞获得的结果进行比较，请单击“延迟关闭”以使其更改为“延迟打开”；然后单击“重置”“步骤”。你预计电缆的不同尺寸会影响脉冲后电压的衰减吗？你能解释注入脉冲结束后两个 $\ln V(t)$ 点的差异吗？你可以探索一下这个效果在练习 5 中有更详细的说明。最后，让我们来研究树枝状直径对沿树枝状电缆的电压变化传播的影响。为此，我们希望电压稍微变化，因此将体细胞注入电流增加 2 nA ($0.002\ \mu\text{A}$) 并将脉冲宽度减小到 1 毫秒。为了测量电缆上其他位置的电位，请单击“添加/移除”按钮以显示一个菜单，允许您指定记录膜电位的其他隔室。请注意，默认值是从胞体记录。输入“5”然后“10”在对话框中，您可以为这两个隔间添加 V 图。单击“移除电缆点”删除除了体细胞室以外的所有绘图。添加这两个额外的图后，将电缆直径保留为 $1\ \mu\text{m}$ 并运行模拟。记下 V_m 的最大值及其时间需要为三个位置中的每个位置达到此值。现在，将电缆直径更改为 $0-5\ \mu\text{m}$ 并重复实验。具有这种新直径的电缆的电子长度 L 是多少？直径如何影响距离的衰减？你能解释一下吗？通过观察 V 中峰值位置随距离的变化，您能估算出电压偏差的传播速度吗？传播速度如何依赖于枝晶直径？在本章末尾提出了许多其他实验，这些实验将更多地阐明树枝状电缆对电信号传播的影响。例如，练习 4 研究了从相反方向传播的从躯体到树突的传播不对称性，如图 5.3A 所示。练习 6 研究了电缆对神经元输入电阻的影响。在练习 7 中，我们利用电势的扩展，因为它们从它们被引入的点传播（图 5.3B）以估计树突长度。

5.7 具有突触的被动树突的主要见解

在这里，我们总结了关于被动树突的输入 - 输出特性的主要见解，这是从过去四十年来对树突的建模和实验研究中获得的。树枝状树是电分布的（而不是等电位的）元素。因此，当局部施加突触输入时，树上存在电压梯度。由于树枝状树中固有的非对称边界条件，电压在枝晶到躯体方向上的衰减比在相反方向上的衰减要严重得多（图 5.3A）。换句话说，从体细胞的观点来看，树枝状结构在电学上相当紧凑（平均电缆长度 L 为 0.3-2 升）。然而，从树突（突触）的观点来看，树在电学上远非紧凑。这种不对称性的一个必然结果是，如图 5.3A 所示，当电流从母体流入这些侧枝（刺）时，短侧枝（特别是树枝状棘）与母枝晶基本上是等电位的，但是电压很大当终端接收直接输入时，从终端（脊柱）到父节点存在衰减。从树突到躯体的大电压衰减（对于远端部位的短暂突触输入可能是几百倍）意味着应该在积分时间窗口 t_m 内激活许多（几十个）兴奋性输入，以便建立去极化 10-20 mV 并达到在躯体和轴突处发射尖峰的阈值（例如，Otmakhov, Shirke 和 Malinow, 1993, Barbour, 1993）。预计在枝状突起的大的局部去极化，以及明显的衰减树中的含义意味着树可以在功能上分成许多几乎独立的亚基

（Koch, Poggio 和 Torre 1982）。虽然峰值严重衰减，但瞬态电位区域（以及电荷衰减）的衰减相对较小。该区域的衰减与稳定电压的衰减相同，与瞬态形状无关（Rinzel 和 Rall 1974）。当相同的输入直接施加到体细胞时，将远端树突输入产生的稳态体电压与体细胞电压进行比较（图 5.3A 中的虚线）突出了这一点。因此，将突触置于树突而不是在体细胞中的“成本”（就面积或电荷而言）非常小。线性系统理论意味着被动树中有趣的互惠。由点 x_i 处的瞬态电流输入产生的某个

位置 x_j 处的电压与当在 x_j 处施加相同电流输入时在 x_i 处测量的电压瞬变相同（Koch 等人，1982）。因为输入电阻通常在薄的远端树突和脊柱中比在近端树突（和体细胞）处更大，所以相同的电流在远端树突状乔木处产生更大的电压响应。因此，互易定理意味着从这些位置到躯体的电压衰减比在相反方向上的陡峭（即，不对称衰减）。互易性也适用于树枝状树中任何给定点之间的总信号延迟

（Agmon-Snir 和 Segev 1993）。突触电位延迟，随着它们从输入部位扩散，它们变得非常宽泛（图 5.3B）。由远端乔木树提供的大水槽意味着，局部突触电位非常短暂。然而，在体细胞水平，突触电位的时间过程主要受 τ_m 控制。这种突触

电位宽度的变化意味着树中突触整合的多个时间窗口（Agmon-Snir 和 Segev 1993）。排除非常远端的输入，与树突传播时间（即净树枝状延迟）相关的成本

（就延迟而言）与体细胞整合的相关时间窗（ τ_m ）相比较小。因此，对于大多

数突触，体细胞整合的重要时间窗口仍然是 τ_m （Agmon-Snir 和 Segev 1993）。由于与突触输入相关的固有电导变化（分流），突触电位相互非线性地（小于线性）

相加（第 6 章）。膜的局部电导变化通过电相邻的突触比通过更远的（电去耦的）突触更好地“感觉到”。因此，在被动树中，空间分布的兴奋性输入比空间聚类突触更加线性地产生（产生更多的电荷）（Rall 1964）。抑制性突触（其电导变化与

静息电位附近的电池相关)当位于兴奋性输入和“目标”点(体细胞)之间的路径上时比放置在兴奋性输入的远端时更有效。因此,当策略性地放置时,抑制性输入可以特异性地否定树突树的部分而不是其他部分(Rall 1964, Koch 等人 1982, Jack 等人 1975)。由于树突延迟,由树突的兴奋性输入的激活引起的体细胞去极化对突触激活的时间序列非常敏感。当突触激活在远端树突位点开始并向近端进展时,它是最大的。以相反的顺序激活相同的突触将产生较小的体细胞去极化。因此,具有树突的神经元的输出本质上是定向选择性的(Rall 1964)。因为突触输入改变了膜电导,它有效地改变了突触后细胞的电缆特性(电子长度,输入电阻,时间常数等)。这种活动可以将时间常数减少 10 倍(Bernander 等, 1991, Rapp 等, 1992)。因此,自发(背景)突触活动动态地改变神经元的计算(输入-输出)能力。

5.8 可激发树突的生物物理学

近年来越来越多的实验证据清楚地表明,许多类型的树突膜都具有电压门控(非线性)离子通道,包括 NMDA 通道以及向内电压激活(Ca^{2+} 和 Na^+)和向外(K^+)电导(例如,Stuart 和 Sakmann 1994, Laurent 1993, McKenna 等 1992, Wilson 1992)。这些通道负责各种亚阈值电气非线性,并且在有利条件下,它们可以产生完整的动作电位。使用电压和离子依赖性染料以及来自树突的细胞内和膜片钳记录表明,与轴突树相反,从输入到可兴奋树突的再生现象倾向于仅局部扩散。这具有功能意义,因为否则,树突树与轴突基本上没有区别,实现简单的全或无操作。然而,由于树枝状树内电压的不对称扩散(图 5.3A),并且由于树突中可激发通道的不均匀分布,尖峰可以更容易地从体细胞传播回到树突(Stuart 和 Sakmann, 1994)。不幸的是,我们仍然缺乏关于树突中可激发通道的分布,电压依赖性和动力学的信息,本节的大部分结果主要基于理论预测。

具有电压门控膜离子通道的树突的电学行为是什么?首先,我们注意到树枝状晶体中存在电压门控通道并不自动暗示这些通道在所有条件下都参与树的电活动。由树施加的大电导负荷有效地增加了这些通道对于局部突触电位的激活阈值(Rall 和 Segev 1987)。这些通道将在有利条件下更容易激活,例如在具有高密度可激发通道的区域(如在轴突的初始区段中),当可激发通道具有快速激活动力学时,或当输入分布时(未定位)。激活后,这些通道可以调节神经元的输入输出属性。例如,它们可以放大兴奋性突触电流,对于携带内向电流的通道,再生活动可以扩散(“连锁反应”)并间接激活附近的树突区域,这将进一步增强兴奋性突触输入(Rall 和 Segev 1987)。因此,远端兴奋性突触输入可以较少衰减,因此比在被动情况中预期的更强烈地影响神经元输出。一般而言,由于树枝状树木中电压衰减的不对称性(图 5.3A),树突中的再生活动将在离心(躯体-树突)方向上比在向心方向上更安全地扩散。这种效应可以在第 7 章中描述的 CA3 锥体细胞的模拟(traub91)中探索。除了调节突触电流的强度之外,可激发通道的动力学也可以在调节电相互作用的速度中起重要作用。在树枝状树中。

Mel (1993) 讨论了树枝状非线性的另一个结果。与突触饱和意味着当突触在空间上聚集时突触功效丧失的被动情况(参见上面的数字 7)不同,在可兴奋的情况下(包括电压和发射器门控 NMDA 受体的情况),一定程度的输入聚类意味着更多的电荷转移到躯体(由于额外的有效内向电流)。在这种情况下,轴突

的输出敏感地依赖于“簇”的大小（和位置），并且这可以用作通过类似乘法的操作实现输入模式的多维辨别任务的机制。

最近，Wilson（1992）在新纹状体神经元的背景下提出了活跃的树突状电流（向内和向外）可能作为突触增益控制机制的可能性，Laurent（1993）提出了无轴向非吸入中间神经元的可能性。刺槐。主要思想是，作为有源电流的结果，神经元的整合能力（例如，其输入电阻和电子长度）由膜电位动态控制；因此，神经元输出取决于其状态（膜电位）。有效电流（例如，向外的 K^+ 电流）可以起到抵消兴奋性突触输入（负反馈）的作用，从而稳定神经元的输入-输出特性。相反，在其他电压状态下，有源电流可以有效地增加输入电阻并减少突触之间的电子距离（正反馈），其结果是非线性地增强特定的共同兴奋性突触组。

5.9 树突的计算功能

通过询问具有树突的神经元可以用无形点神经元进行什么样的计算来结束本章似乎是合适的。已经讨论了几个答案；在这里，主要的是简洁的突出显示：具有树突的神经元可以计算运动方向（Rall 1964, Koch et al, 1982 年）。具有树突的神经元可以同时多个时间窗上起作用。对于局部树突计算（例如，触发局部树突尖峰，触发局部塑性过程），远端乔木更像是重合检测器，而当涉及短暂的突触输入（即，非 NMDA 和 GABAA）时，体细胞更像集成者（Agmon）-Snir 和 Segev 1993）。具有树突的神经元可以实现多维分类任务（Mel 1993）。具有树突的神经元可以起到许多几乎独立的功能性亚基的作用。每个单元都可以实现丰富的逻辑运算（Koch et al, 1982 年, Rall 和 Segev, 1987）以及其他局部计算（例如，局部突触可塑性），并且它们可以用作半自主输入-输出元件（例如，通过树突树突触）。树突中具有缓慢离子电流的神经元与躯体/轴突小丘中的快速尖峰生成电流部分地解耦，可以产生大量的频率模式。通过调节树突和体细胞之间的电耦合程度（例如，通过抑制），相同的输入可以产生规律的高频尖峰和爆发 - 正如在癫痫发作的实验和理论模型中发生的那样（Pinsky 和 Rinzel 1994）。

5.10 练习

1. 在 $R_M = 10000\Omega \cdot \text{cm}^2$ 和 $R_A = 100\Omega \cdot \text{cm}^2$ 的无限长圆柱形电缆中绘制稳定电压的理论衰减作为物理距离的函数。绘制三种电缆直径的图表， $d=0.5\mu\text{m}$ ， $1\mu\text{m}$ 和 $2\mu\text{m}$ 。关于树枝状直径对电压无源传播的影响，您能得出什么结论？这与第二节中讨论的有限电缆上的实验结果与 5.6 部分相比如何？
2. (a) 计算 $d=0.5\mu\text{m}$ ， $1\mu\text{m}$ 和 $2\mu\text{m}$ 的无限圆柱形电缆的输入电阻。与前面的练习一样，假设 $R_M = 10000\Omega \cdot \text{cm}^2$ 和 $R_A = 100\Omega \cdot \text{cm}^2$ 。
 - (b) 计算符合等式的上述气缸的两个相同子分支的输入电阻。
 - (c) 计算有限圆柱的 $X=0$ 处的输入电阻，其中 $d=1\mu\text{m}$ 。检查在 $X=1$ 处的密封端的情况和夹紧到静止的端部的情况 ($V=0$)。

(d) 在 (a) 和 (c) 中计算的哪个输入电阻最接近我们在模拟中的有限电缆 5.6 部分的结果？解释任何相同点和不同点。

3. 在使用或构建隔室模型之前要回答的第一个问题之一是，“ L 的值足够小以允许近似的方程式。等式 5.27 与 5.28，“这个问题可以通过在我们知道确切解决方案的系统上执行”计算机实验“来回答。公式 5.14 给出了均匀有限长度电缆的稳态膜电位随距离衰减的精确结果。为了使模拟电缆均匀，改变体积尺寸使其与树枝状隔室的尺寸相同。然后使用所有参数的默认值将 10 个电缆隔室添加到胞体中。解释为什么，虽然现在有 11 个隔间，包括胞体，但是这条电缆的电子长度是 $L=1$ ，而不是 $L=1.1$ 。将电流注入的值设置为 $0.0001\mu\text{A}$ (0.1 nA) 的体积，并将注入脉冲的宽度设置为较大的值，以便存在恒定的注入电流。在胞体和末端室中绘制膜电位，并计算稳态比？它与方程式的预测相比如何？现在，用 5 个然后 20 个电缆隔室重复实验，改变隔室长度，使电缆的总电子长度保持在 $L=1$ 。你得出的结论是“足够小”的实用定义是什么？

4. 恢复电缆模拟的默认参数（体细胞长度和直径为 $50\mu\text{m}$ ；电缆室直径为 $1\mu\text{m}$ ，长度为 $50\mu\text{m}$ ）。制作一个带有 10 个树枝状隔室的电缆，并提供 2 毫秒的脉冲 $0-1\text{ nA}$ 电流注入到体细胞，记录体细胞和隔室 10 的膜电位。然后将注射点改为隔室 10，切换到“重置”，点击“运行”，再次运行模拟。估算电极到树枝方向的电压衰减，然后反对于两个方向的不同衰减？为什么树突直径相关？这些结果对神经元行为有何意义？最后，用树枝状电缆直径重复实验设置为 $0-5\mu\text{m}$ 。有什么说明呢？

5. 使用练习 3 中的均匀电缆 ($L=1$)，并对躯体施加短暂的 (2 毫秒) 电流注入。使用菜单绘制 $V(t)$ ，从第 0,5 和 10 号隔间开始。检查 $\ln(V)$ 的图？与 t 并注意响应不是简单的指数。解释为什么三个对数图在电压衰减开始时具有不同的曲率，并考虑每个的方向。现在，仅从躯体记录，并为长度为 $L=0.5, 1$ 和 2 (5,10 和 20 个隔间) 的电缆生成重叠的对数图。解释为什么其中一些在较早时间显示出线性斜率而不是其他时间。

6. 使用电缆模拟来构建类似于练习 3 中的均匀电缆，并执行实验以测量体细胞 ($X=0$) 处的输入电阻。使用此值计算电缆的特定膜电阻 R_M ，并将其与模拟中实际使用的值进行比较。

7. 使用电缆模拟，将 15 个电缆隔室 (每个 0.1λ 长) 添加到胞体隔室。将您的记录电极放在隔室 0 (“躯体”) 并在隔室 0，然后在 5,10 和 15 处注入一个短暂的电流脉冲。测量躯体电压的峰值时间 (PT) 和半宽度 (HW)。不同的情况和情节 PT 与 HW 对不同的 X 值。使用与其对应的 X 值标记每个数据点。做一些插值。你能准确预测 8 号舱的结果吗？